

УДК 595.384.8–113.4(265.53)

Е.А. Метелёв¹, И.С. Черниенко^{2*}¹ Магаданский филиал ВНИРО (МагаданНИРО),
685000, г. Магадан, ул. Портовая, 36/10;² Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**ПАРАМЕТРЫ УРАВНЕНИЙ ГРУППОВОГО РОСТА
РАВНОШИПОГО КРАБА *LITHODES AEQUISPINUS*
СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ**

На основе анализа размерного состава равношипного краба (1997–2014 гг.) рассчитаны параметры уравнения группового роста самцов и самок в северной части Охотского моря. Для оценки параметров уравнения Бергаланфи использовали метод SLCA (Shepherd's length compositon analysis), значения асимптотической ширины и константы уравнений для самцов составили W_{∞} — 252,0 см и K — 0,081; для самок — W_{∞} — 165,3 см, K — 0,130. По результатам мечения (2009–2014 гг.) оценены приросты за линьку самцов равношипного краба размерной группы 116–154 мм. Относительный прирост карапакса в среднем составил 11,6 % по ширине и 10,9 % — по его длине. На основе имеющихся данных о приростах меченых крабов построена логистическая кривая вероятности перелинять в течение года. Порог 50 %-ной вероятности линьки приходился на самцов с шириной карапакса 161,4 мм. Для рекрутов и пререкрутов вероятность перелинять в течение года оценена соответственно как 87 и 92 %. Данные о приросте и вероятности линьки использовались для восстановления кривой роста, значения асимптотической ширины и константы уравнений для самцов составили W_{∞} — 296,0 см и K — 0,073. Возраст вступления в промысел самцов методом SLCA оценен в 9 лет, по результатам мечения — в 8 лет. Параметры уравнений роста для равношипного краба, обитающего в естественной среде, оценены впервые. Полученные оценки полезны не только как входные данные для моделей динамики запаса, но и могут послужить материалом для теоретических исследований особенностей жизненного цикла ракообразных.

Ключевые слова: Охотское море, равношипный краб *Lithodes aequispinus*, параметры уравнения роста Бергаланфи, возраст, вероятность линьки.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-102-111.

Metelyov E.A., Chernienko I.S. Parameters of equations for group growth of golden king crab *Lithodes aequispinus* in the northern Okhotsk Sea // *Izv. TINRO*. — 2021. — Vol. 201, Iss. 1. — P. 102–111.

Growth of golden king crab in the northern Okhotsk Sea is considered. Parameters of von Bertalanffy growth equation were estimated using SLCA method (Shepherd's length composi-

* Метелев Евгений Александрович, заместитель руководителя, e-mail: metelyov@magadanniro.ru; Черниенко Игорь Сергеевич, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, e-mail: chernienko.igor@gmail.com.

Metelyov Eugeny A., deputy head, Magadan branch of VNIRO (MagadanNIRO), 36/10, Portovaya st., Magadan, 685000, Russia, e-mail: metelyov@magadanniro.ru; Chernienko Igor S., Ph.D., leading researcher, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: chernienko.igor@gmail.com.

tion analysis): the asymptotic carapace width W_{∞} was 252.0 mm for males and 165.3 mm for females; the growth rate K was 0.081 and 0.130, respectively. Relative increment per molt for males with carapace width of 116–154 mm was estimated as 11.6 % for the carapace width and 10.9 % for the carapace length. Directly determined (by tagging) dependence of males molt frequency on their size was approximated by logistic curve of molting probability with the threshold of 164 mm carapace width for 50 % probability of annual molt. Mean probability of annual molt for recruits was estimated as 87 %, for pre-recruits — as 92 %. Taking into account the data on increment per molt and annual molt probability, the growth curve for males had the parameters: $W_{\infty} = 296$ mm and $K = 0.073$. The age of recruits was estimated as 9 years by SLCA approach and as 8 years on the results of tagging. The growth equations parameters were determined for the first time for golden king crab in natural habitat in the Russian waters. These results could be used in models and for theoretical studies of Crustacean life history.

Key words: Okhotsk Sea, golden king crab *Lithodes aequispinus*, von Bertalanffy growth equation, growth parameter, age, probability of molting.

Введение

Равношипый краб *Lithodes aequispinus* Benedict, 1895 — один из наиболее известных объектов крабового промысла в дальневосточных морях России, добыча в Охотском море осуществляется с 1968 г. [Михайлов, Овсянников, 1984].

Ежегодные объемы вылова равношипого краба в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне составляют 2,0–2,5 тыс. т, причем основная часть добываемых крабов приходится на северную часть Охотского моря. Высокая промысловая значимость равношипого краба обусловила интерес к его изучению. В российских водах наиболее полно исследована биология равношипого краба, населяющего воды района Курильских островов [Клитин, Низяев, 1999; Низяев, Клитин, 2002; Низяев, 2005; и др.]. Многочисленные работы посвящены равношипому крабу северной части Охотского моря, где изучено его пространственное распределение и численность [Родин, 1970; Низяев, 1992; Долженков, Жигалов, 2001; Живоглядова, 2004; и др.], условия обитания и особенности биологии [Афанасьев и др., 1998; Журавлев, Крылов, 2001; Слизкин, 2002; Михайлов и др., 2003; Михайлов, Метелев, 2009; Метелев, Рязанова, 2013; и др.].

Несмотря на то что промысловые ракообразные изучаются уже достаточно долгое время, особенности их роста остаются слабоизученными. Попытки определить темп роста равношипого краба немногочисленны, и касаются они результатов наблюдений за молодью краба в искусственно созданных условиях, а также роста относительно крупных особей [Paul, Paul, 1999, 2000, 2001].

До настоящего времени не разработано моделей роста для этого важного в промысловом отношении объекта. Между тем подобные модели необходимы для изучения продукционных характеристик равношипого краба и прогнозирования уровня пополнения его популяции, например, при использовании динамических продукционных моделей.

Кроме того, в условиях ограниченного информационного обеспечения одним из перспективных направлений при моделировании динамики биомассы крабов является применение конечно-разностных моделей с запаздыванием. Обозначенные модели менее требовательны к входным данным, но при этом результаты, получаемые с их помощью, сопоставимы с результатами когортных моделей [Максименко, Антонов, 2003; Черниенко, 2016].

Помимо практического интереса, параметры роста служат одной из характеристик видов и популяций, все это и определило цель настоящей работы.

Материалы и методы

В основе работы лежат многолетние данные, собранные сотрудниками МагаданНИРО в период выполнения учетно-ловушечных съемок и мониторинга промышленного лова равношипого краба с 1997 по 2014 г. Сбор материалов и мечение выполнялись на научно-исследовательских и промысловых судах в границах участка

54°20'–57°00' с.ш. 147°30'–152°30' в.д. Северо-Охотморской рыбопромысловой зоны Охотского моря. Для проведения биологических анализов отбиралось не менее 100 крабов из нескольких последовательно идущих друг за другом крабовых ловушек. Биологический анализ беспозвоночных проводился по общепринятой на Дальнем Востоке методике [Руководство..., 1979] с некоторыми дополнениями, касающимися травмированности, учета паразитов, комменсалов, стадий репродуктивного цикла самок и др. [Низяев и др., 2006; Мельник и др., 2014]. Общий объем выборки составил 65086 самцов и 46647 самок равношипового краба.

Для определения прямого прироста крабов в естественных условиях использовались результаты мечений, которые выполнялись с 2009 по 2010 г. Индивидуальные номерные метки ставили в мускульный тяж, соединяющий карапакс и abdomen, с помощью специального устройства для маркировки товаров. Метки делали представителям разных размерно-функциональных групп, однако большинство повторно пойманных особей, у которых произошла смена панциря, были представлены крупноразмерными самцами [Метелёв, 2010, 2012; Мельник и др., 2014]. Повторные поимки крабов с метками регистрировались с 2010 по 2014 г.

Для оценки параметров уравнения Бергаланфи применяли метод SLCA (Shepherd's length composition analysis) [Shepherd, 1987], кроме того, восстановили кривую роста, используя данные о приросте и вероятности линьки [Клитин, 2003].

Метод SLCA сравнивает наблюдаемое распределение встречаемости ширины карапакса с тестовой функцией вида:

$$T(i) = \frac{\sin(t_{max} - t_{min})}{t_{max} - t_{min}} \cos 2\pi(t_{dar} - t_s),$$

где $T(i)$ — модельное значение частоты размерной группы; t_{max} и t_{min} — возраст, рассчитанный по уравнению роста, соответствующий нижней и верхней границам разбиения размерного состава; i — номер размерного интервала; $t_{dar} = (t_{min} + t_{max})/2/t_s$ — доля годового цикла, в течение которой собирались данные. Поскольку материалы собирали с июля по август, приняли $t_s = 0,17$. Рост описывали уравнением Бергаланфи:

$$W_A = W_\infty (1 - e^{-K(A - t_0)}),$$

где W_A — ширина карапакса в возрасте A , мм; W_∞ — теоретическая предельная ширина карапакса, мм; K , t_0 — параметры уравнения.

С увеличением линейных размеров частота линек крабидов снижается. Это явление может быть охарактеризовано вероятностью перелинять в течение года. Вероятность линьки за год для особи размером с шириной карапакса W_C (мм) аппроксимировали уравнением логистической кривой:

$$p = \frac{1}{1 + e^{-(aW_C + b)}},$$

где a , b — коэффициенты.

Кривую роста рассчитали, построив последовательность точек A_p , установив для каждой значение W_C по правилу:

$$W_{C_{A+1}} = W_{C_A} + p(W_{C_A}) \Delta W_{C_A},$$

где ΔW_C — прирост ширины карапакса за одну линьку, мм. С помощью метода наименьших квадратов по данным точкам восстановили параметры уравнения Бергаланфи.

Поскольку пойманные повторно меченые перелинявшие особи были представлены исключительно самцами, восстановление кривой роста данным методом выполнено только для этой половой группы.

Результаты и их обсуждение

Результаты работы по мечению равношипового краба показали, что приросты ширины карапакса у перелинявших самцов изменялись от 10 до 35 мм, длины карапакса — от 9 до 31 мм при экспозиции роста крабов от 117 до 1438 сут (табл. 1).

Таблица 1
Результаты мечения самцов равношипого краба, перелинявших за время пребывания в естественной среде обитания

Table 1
Results of tagging for golden king crab males molted in natural habitat

Выпуск	Поимка	Пребывание в среде, сут	W_c1	W_c2	L_c1	L_c2	ΔW_c	ΔL_c
14.08.2009	07.11.2010	450	149	170	142	161	21	19
08.09.2009	06.12.2012	1185	140	159	134	151	19	17
27.09.2009	19.03.2010	173	120	130	116	125	10	9
28.09.2009	13.04.2011	562	144	165	137	156	21	19
05.10.2009	30.01.2010	117	158	170	150	161	12	11
14.06.2010	09.07.2011	390	163	180	154	169	17	15
17.06.2010	31.10.2013	1232	139	160	133	152	21	19
21.06.2010	20.10.2012	852	149	165	142	156	16	14
24.07.2010	19.11.2013	1214	143	158	137	150	15	13
17.06.2010	25.04.2014	1408	130	153	125	145	23	20
14.06.2010	22.05.2014	1438	120	155	116	147	35	31

Примечание. ΔW_c , ΔL_c — приросты по ширине и длине карапакса, мм; индексами 1 и 2 обозначены соответственно момент выпуска и момент повторной поимки.

Оценка величины прироста по результатам мечения имеет некоторую степень неопределенности, так как точно неизвестно сколько раз линяли крабы. У крабов с наибольшей экспозицией в 1408 и 1438 сут, наиболее вероятно, панцирь менялся минимум два раза, учитывая, что особи размерной группы 113–129 мм, выпущенные во 2-й стадии линочного цикла (СЛЦ), т.е. с недавно сменившимся панцирем, были перелинявшими спустя 647 сут. Крабы с экспозицией от 1185 до 1232 сут выпускались также в естественную среду во 2-й СЛЦ, однако состояние их панциря при повторной поимке (потертости панциря, цвет и количество царапин, обрастания) прямо указывало на то, что у них произошла только одна смена панциря. Исходя из фактического материала о длительности межлиночного периода, сделано допущение, что остальные крабы также линяли по одному разу.

Таким образом, прирост самцов, вычисленный по результатам мечения, изменялся по ширине карапакса от 10 до 21 мм, по длине карапакса — от 9 до 19 мм, при среднем значении соответственно $16,9 \pm 1,3$ и $15,1 \pm 1,2$ мм. Ширина карапакса самцов анализируемой размерной группы после смены панциря (за исключением крабов, перелинявших, вероятно, два раза) в среднем увеличилась на 11,6 %, длина — на 10,9 %.

Параметры a и b уравнения логистической кривой оценены соответственно величинами $-0,052$ и $8,513$, 50 %-ная вероятность линьки приходится на самцов с размером ширины карапакса 161,4 мм (рис. 1). Вероятность линьки рекрутов, т.е. крабов, которые пополняют промысловый запас после смены панциря, составляет 87 %, пререкрутов — 92 %.

Размерный состав самцов равношипого краба варьировал от 40 до 216 мм по ширине карапакса, самок — от 46 до 178 мм. Оценки параметров уравнения Берталанфи приведены в табл. 2, кривые роста самцов и самок представлены на рис. 2. Значение асимптотической ширины W_∞ в рассматриваемом районе обитания равношипого краба для самцов по методу SLCA составило 252,0 мм, самок — 165,3 мм. Восстановленная кривая для самцов равношипого краба показала несколько больший результат W_∞ , равный 296,0 мм. Константа роста K определяет, как быстро вид достигает теоретической максимальной ширины карапакса. У самцов равношипого краба из рассматриваемого нами района она варьировала в относительно небольших пределах по SLCA и восстановленной кривой — соответственно 0,081 и 0,073.

Необходимо отметить достаточно большое расхождение получаемых значений W_∞ самцов краба при близких значениях K с применением разных методов. Согласно

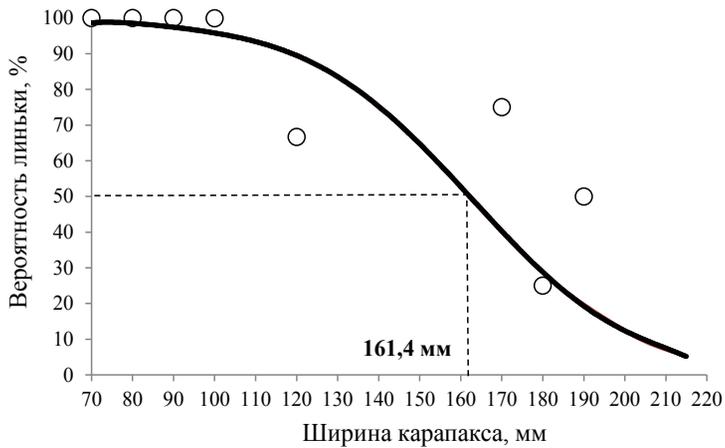


Рис. 1. Вероятность линьки самцов краба, *сплошная линия* — моделируемая логистическая кривая, *пунктирная* — порог 50 %-ной вероятности, *кружок* — эмпирические данные

Fig. 1. Probability of molting for crab males (*solid line* — model curve, *dash line* — threshold of 50 % probability of annual molt, *points* — empirical data)

Таблица 2

Параметры уравнения Берталанфи для самцов и самок равношипого краба северной части Охотского моря

Table 2

Bertalanffy growth equation parameters for males and females of golden king crab from the northern Okhotsk Sea

Метод	W_{∞} , мм	K	t_0
SLCA, самцы	252,0	0,081	0,40
SLCA, самки	165,3	0,130	0,51
Восстановленная кривая, самцы	296,0	0,073	0,40

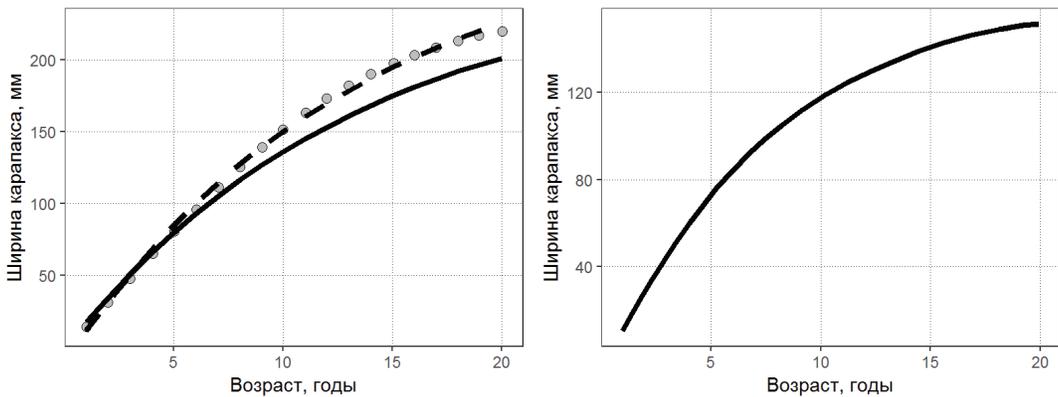


Рис. 2. Расчетные кривые роста самцов (*слева*) и самок (*справа*) равношипого краба в северной части Охотского моря, *сплошная линия* — метод SLCA, *точки* — по результатам мечения, *пунктирная* — аппроксимация данных мечения

Fig. 2. Growth curves for males (*left*) and females (*right*) of golden king crab from the northern Okhotsk Sea: *solid line* — calculated by SLCA, *dots* — results of tagging, *dash line* — approximation of the tagging data)

нашим многолетним данным на материковом склоне северной части Охотского моря максимальная ширина карапакса самцов равношипого краба не превышала 216 мм, самок — 182 мм. В районе Курильских островов равношипый краб достигает несколько больших размеров. Так, в обозначенном районе максимальный размер ширины карапакса самцов равношипого краба составлял 236 мм, самок — 190 мм [Низяев, 2005].

Кроме того, отмечались случаи поимок самцов этого вида крабов с шириною карапакса 257 мм [Иванов, 2001]. Принимая во внимание максимальную ширину карапакса пойманных особей и теоретическую максимальную ширину карапакса, по мнению авторов, следует осторожно относиться к данным, где асимптотическая ширина карапакса составляет больше 270 мм.

На первой мальковой стадии особи равношипого краба имеют длину карапакса в среднем 2,5 мм. После смены панциря длина карапакса особей размерной группы от 2 до 35 мм увеличивается в среднем на 28 % [Paul, Paul, 2001].

С увеличением размеров крабов величина относительного прироста панциря сокращается. Как показали выполненные исследования по мечению, относительный прирост по длине карапакса самцов равношипого краба размерной группы от 116,0 до 154,0 мм составляет в среднем 10,9 %. Близкие результаты по относительному приросту панциря крабов были получены для особей, содержащихся в лабораторных условиях: длина карапакса самцов равношипого краба размерной группы от 95 до 155 мм после смены панциря увеличивалась в среднем на 10 %, самок — на 5 % [Paul, Paul, 2000].

Сведениями об относительном приросте длины карапакса самцов равношипого краба размерной группы от 35 до 95 мм и более 155 мм мы не располагаем. Однако при условии, что в размерном диапазоне от 30 до 200 мм (200 мм — максимальная длина карапакса самцов равношипого краба, отмеченная за многолетний период наблюдений в северной части Охотского моря) относительный прирост карапакса составит в среднем 10,9 %, для достижения предельного размера самцам равношипого краба необходимо совершить 27 смен панциря.

Данные, полученные методом SLCA, свидетельствуют о том, что самцы равношипого краба достигают промыслового размера (для Северо-Охотоморской подзоны обозначенный параметр составляет 130 мм по ширине карапакса) в возрасте 9 лет. Кривая, восстановленная по данным мечения, демонстрирует близкие, но несколько сниженные оценки по возрасту, при котором самцы краба достигают промысловой меры, — 8 лет.

В целом полученные разными методами параметры уравнений Бергаланфи могут применяться как входные данные для моделей динамики запасов равношипого краба, однако очевидно, что в дальнейшем следует учитывать метод, используемый для определения параметров уравнения его группового роста.

Заключение

В результате проведенных исследований впервые получены параметры уравнений группового роста равношипого краба, обитающего в одном из традиционных районов его промысла — материковом склоне северной части Охотского моря.

Использование метода SLCA позволило установить параметры уравнения группового роста самцов и самок равношипого краба: значения асимптотической ширины и константы для самцов составили W_{∞} — 252,0 см и K — 0,081; для самок — W_{∞} — 165,3 см и K — 0,130. Методом SLCA установлено, что самцы краба достигают промыслового размера (130 мм по ширине карапакса) в возрасте 9 лет.

По результатам мечения выяснено, что относительный прирост карапакса самцов краба с размерами от 116 до 154 мм по ширине карапакса в среднем составляет 11,6 и 10,9 % — по длине. На основе имеющихся данных о частоте линьки помеченных крабов построена логистическая кривая вероятности линьки. При этом вероятность линьки рекрутов, т.е. ближайшего пополнения промыслового запаса, составила 87 %, пререкрутов — 92 %. Для исследованной выборки самцов равношипого краба порог вероятности линьки приходится на размер ширины карапакса 161,4 мм. Использование данных о приросте крабов с метками и вероятности их линьки позволило восстановить кривую роста, для которой значения асимптотической ширины и константы самцов краба составили W_{∞} — 296,0 см и K — 0,073. Самцы равношипого краба согласно расчетной кривой роста достигают промысловой меры в 8 лет.

Полученные оценки уравнений роста могут использоваться как входные данные для моделей динамики запаса равношипного краба — одного из традиционных объектов крабового промысла в Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам МагаданНИРО А.В. Вакатову, С.В. Клинушкину, П.Б. Шапиро, Е.Н. Рябченко за помощь при организации работ по мечению в период выполнения учетно-ловушечной съемки НИС «Зодиак» в 2010 г.

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы использования животных были соблюдены. Информация обо всех пойманных особях была включена в статью. Библиографические ссылки на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Информация о вкладе авторов

Е.А. Метелёв — сбор материала, систематизация первичных данных, текст всех разделов статьи, И.С. Черниенко — оценка параметров уравнений, текст всех разделов статьи.

Список литературы

Афанасьев Н.Н., Михайлов В.И., Карасев А.Н. и др. Состояние запасов равношипного краба в северной части Охотского моря и проблемы их рационального использования // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения : расширенные тез. докл. регион. науч. конф. «Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее». — Магадан : Северовостокзолото, 1998. — Т. 1. — С. 127–129.

Долженков В.Н., Жигалов И.А. Особенности распределения крабов *Chionoecetes opilio*, *Lithodes aequispina*, *Paralithodes platypus* (Crustacea: Decapoda) и гидрологические условия их обитания на материковом склоне северо-восточной части Охотского моря в летний период // Изв. ТИНРО. — 2001. — Т. 128. — С. 611–619.

Живоглядова Л.А. О состоянии запасов и влиянии промысла на группировку равношипного краба банки Кашеварова // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов в Сахалино-Курильском регионе и сопредельных акваториях : Тр. СахНИРО. — 2004. — Т. 6. — С. 227–238.

Журавлев В.М., Крылов В.В. Материалы к биологии равношипного краба (*Lithodes aequispina* Benedict) Охотского моря // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 2001. — С. 140–147.

Иванов Б.Г. Десятиногие ракообразные (Crustacea, Decapoda) Северной Пацифики как фонд для интродукции в Атлантику: интродукция возможна, но целесообразна ли? // Исследования биологии промысловых ракообразных и водорослей морей России : сб. науч. тр. — М. : ВНИРО, 2001. — С. 32–74.

Клитин А.К. Камчатский краб у берегов Сахалина и Курильских островов: биология, распределение и функциональная структура ареала : моногр. — М. : Нацрыбресурсы, 2003. — 253 с.

Клитин А.К., Низяев С.А. Особенности распространения и жизненной стратегии некоторых промысловых видов дальневосточных крабидов в районе Курильских островов // Биол. моря. — 1999. — Т. 25, № 3. — С. 221–228.

Максименко В.П., Антонов Н.П. Количественные методы оценки рыбных запасов : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2003. — 256 с.

Мельник А.М., Абаев А.Д., Васильев А.Г. и др. Крабы и крабиды северной части Охотского моря : моногр. — Магадан : Типография, 2014. — 198 с.

- Метелев Е.А.** Мечение равношипого краба *Lithodes aequispinus* (Benedict) в северной части Охотского моря: первые результаты // Вопр. рыб-ва. — 2010. — Т. 11, № 2(42). — С. 225–231.
- Метелев Е.А.** Новые данные о миграциях равношипого краба в северной части Охотского моря // Отчетная сессия МагаданНИРО по результатам научных исследований 2011 г. : мат-лы докл. — Магадан : МагаданНИРО, 2012. — С. 63–66.
- Метелев Е.А., Рязанова Т.В.** Некоторые паразиты равношипого краба *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря // Отчетная сессия МагаданНИРО по результатам научных исследований 2012 г. : мат-лы докл. — Магадан : МагаданНИРО, 2013. — С. 97–100.
- Михайлов В.И., Бандурин К.В., Горничных А.В., Карасев А.Н.** Промысловые беспозвоночные шельфа и материкового склона северной части Охотского моря : моногр. — Магадан : МагаданНИРО, 2003. — 284 с.
- Михайлов В.И., Метелев Е.А.** Равношипый краб *Lithodes aequispinus* северной части Охотского моря и влияние паразитарной кастрации на состояние его популяции // Вопр. рыб-ва. — 2009. — Т. 10, № 2(38). — С. 304–314.
- Михайлов В.И., Овсянников В.П.** Запасы равношипого краба Охотского моря // Рыб. хоз-во. — 1984. — № 11. — С. 24–25.
- Низяев С.А.** Биология равношипого краба *Lithodes aequispinus* Benedict у островов Курильской гряды : моногр. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2005. — 176 с.
- Низяев С.А.** Распределение и численность глубоководных крабов Охотского моря // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. — М. : ВНИРО, 1992. — С. 26–37.
- Низяев С.А., Букин С.Д., Клигин А.К. и др.** Пособие по изучению промысловых ракообразных дальневосточных морей России. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2006. — 114 с.
- Низяев С.А., Клигин А.К.** Пространственная структура поселений равношипого краба *Lithodes aequispinus* Курильских островов // Биология, состояние запасов и условия обитания гидробионтов Сахалино-Курильского региона и сопредельных акваторий : Тр. СахНИРО. — 2002. — Т. 4. — С. 173–191.
- Родин В.Е.** Новые данные о равношипом крабе // Рыб. хоз-во. — 1970. — № 6. — С. 11–13.
- Руководство по изучению десятиногих ракообразных Decapoda дальневосточных морей** / сост. В.Е. Родин, А.Г. Слизкин, В.И. Мясоедов и др. — Владивосток : ТИНРО, 1979. — 59 с.
- Слизкин А.Г.** Равношипый краб *Lithodes aequispinus* центральной части Охотского моря: особенности биологии и степень зараженности саккулиной *Briarosaccus callosus* по результатам исследований 2001–2002 гг. // 6-я всерос. конф. по промысловым беспозвоночным : тез. докл. — М. : ВНИРО, 2002. — С. 61–63.
- Черниенко И.С.** Моделирование динамики запаса колючего краба *Paralithodes brevipes* южных Курильских островов конечно-разностной моделью с запаздыванием // Изв. ТИНРО. — 2016. — Т. 185. — С. 102–111.
- Paul A.J., Paul J.M.** Changes in chela heights and carapace lengths in male and female golden king crabs *Lithodes aequispinus* after molting in the laboratory // Alaska Fish. Res. Bull. — 2000. — Vol. 6, № 2. — P. 70–77.
- Paul A.J., Paul J.M.** Development of larvae of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures // J. Crust. Biol. — 1999. — Vol. 19, № 1. — P. 42–45.
- Paul A.J., Paul J.M.** Growth of juvenile golden king crabs *Lithodes aequispinus* in the laboratory // Alaska Fish. Res. Bull. — 2001. — Vol. 8, № 2. — P. 135–138.
- Shepherd J.G.** A weakly parametric method for estimating growth parameters from length composition data // Length-based methods in fisheries research. ICLARM Conf. Proc. 13 / ed. by D. Pauly, G.R. Morgan. — International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila, Philippines, Kuwait Institute for Scientific Research, Safat, Kuwait, 1987. — P. 113–119.

References

- Afanasyev, N.N., Mikhailov, V.I., Karasev, A.N., Gornichnykh, A.V., Bandurin, K.V., Fomin, A.V.**, Crab reserves condition in the Northern Okhotsk sea and problems of their rational use, in *Severovostok Rossii: problemy ekonomiki i narodonaseleniya: rasshirennyye tez. dokl. region. nauch. konf. «Severovostok Rossii: proshloye, nastoyashcheye, budushcheye»* (North-East of Russia: problems of economy and population: extended tez. report region. scientific. conf. “North-East of Russia: past, present, future”), Magadan: Severovostokzologo, 1998, vol. 1, pp. 127–129.
- Dolzhenkov, V.N. and Zhigalov, I.A.**, Peculiarities of the distribution of the crabs *Chionoecetes opilio*, *Lithodes aequespina*, *Paralithodes platypus* (Crustacea: Decapoda) and oceanographic condi-

tion on the continental slope of the northeastern part of the Okhotsk Sea during the summer period, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2001, vol. 128, pp. 611–619.

Zhivoglyadova, L.A., A stock state and fishery affect on a group of golden king crab from the Kashevarov's Bank, in *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatoriyakh* (Biology, Status of Stocks, and Condition of Habitat of Aquatic Organisms in the Sakhalin-Kuril Region and Adjacent Waters), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2004, vol. 6, pp. 227–238.

Zhuravlev, V.M. and Krylov, V.V., Materials for the biology of the *Lithodes aequispina* Benedict of the Sea of Okhotsk, in *Issledovaniya biologii promyslovykh rakoobraznykh i vodorosley morey Rossii* (Studies of the biology of commercial crustaceans and algae of the seas of Russia), Moscow: VNIRO, 2001, pp. 140–147.

Ivanov, B.G., Decapod crustaceans (Crustacea, Decapoda) of the North Pacific as a fund for introduction into the Atlantic: introduction is possible, but is it advisable?, in *Issledovaniya biologii promyslovykh rakoobraznykh i vodorosley morey Rossii* (Studies of the biology of commercial crustaceans and algae of the seas of Russia), Moscow: VNIRO, 2001, pp. 32–74.

Klitin, A.K., *Kamchatskii krab u beregov Sakhalina i Kuril'skikh ostrovov: biologiya, raspredeleniye i funktsional'naya struktura areala* (Red King Crab off the Coast of Sakhalin and the Kuril Islands: Biology, Distribution and Functional Structure of the Range), Moscow: National'nye Rybnye Resursy, 2003.

Klitin, A.K. and Nizyaev, S.A., Peculiarities of distribution and life strategy of some commercial species of Far Eastern craboids in the Kuril Islands region, *Russ. J. Mar. Biol.*, 1999, vol. 25, no. 3, pp. 221–228.

Maksimenko, V.P. and Antonov, N.P., *Kolichestvennyye metody otsenki rybnykh zapasov* (Quantitative methods of fish reserves evaluation), Petropavlovsk-Kamchatsky: KamchatNIRO, 2003.

Melnik, A.M., Abaev, A.D., Vasilyev, A.G., Klinushkin, S.V., and Metelev, E.A., *Kraby i kraboidy severnoy chasti Okhotskogo moray* (Crabs and craboids of the northern part of the Sea of Okhotsk), Magadan: Tipografiya, 2014.

Metelyov, E.A., Tagging of golden king crab *Lithodes aequispinus* (Benedict) in the northern part of Sea of Okhotsk: first results, *Vopr. Rybolov.*, 2010, vol. 11, no. 2(42), pp. 225–231.

Metelev, E.A., New data on the migrations of the isotonic crab in the northern part of the Sea of Okhotsk, in *Materialy dokladov otchetnaya sessiya MagadanNIRO po rezul'tatam nauchnykh issledovaniy 2011 g.* (Materials of reports reporting session of the MagadanNIRO based on the results of scientific research in 2011), Magadan: MagadanNIRO, 2012, pp. 63–66.

Metelev, E.A. and Ryazanova, T.V., Some parasites of the isotonic crab *Lithodes aequispinus* in the northern part of the Sea of Okhotsk, in *Materialy dokladov otchetnaya sessiya MagadanNIRO po rezul'tatam nauchnykh issledovaniy 2012 g.* (Materials of reports reporting session of the MagadanNIRO based on the results of scientific research in 2012), Magadan: MagadanNIRO, 2013, pp. 97–100.

Mikhailov, V.I., Bandurin, K.V., Gornichnykh, A.V., and Karasev, A.N., *Promyslovyye bespozvonochnyye shel'fa i materikovogo sklona severnoy chasti Okhotskogo morya* (Commercial invertebrates of shelf and continental slope of the northern part of the Okhotsk Sea), Magadan: Magadan. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr., 2003.

Mikhailov, V.I. and Metelev, E.A., Golden king crab *Lithodes aequispinus* of the northern part of Sea of Okhotsk and influence of parasitic castration to crab population condition, *Vopr. Rybolov.*, 2009, vol. 10, no. 2(38), pp. 304–314.

Mikhailov, V.I. and Ovsyannikov, V.P., Stocks of an isotonic crab of the Sea of Okhotsk, *Rybn. Khoz.*, 1984, no. 11, pp. 24–25.

Nizyaev, S.A., *Biologiya ravnoshipogo kraba Lithodes aequispinus Benedict u ostrovov Kuril'skoy gryady* (Biology of the isotonic crab *Lithodes aequispinus* Benedict near the Kuril Islands), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2005.

Nizyaev, S.A., Distribution and abundance of deep-sea crabs in the Sea of Okhotsk, in *Promyslovo-biologicheskkiye issledovaniya morskikh bespozvonochnykh* (Industrial biological research of marine invertebrates), Moscow: VNIRO, 1992, pp. 26–37.

Nizyaev, S.A., Bukin, S.D., Klitin, A.K., Perveeva, E.R., Abramova, E.V., and Krutchenko, A.A., *Posobiye po izucheniyu promyslovykh rakoobraznykh dal'nevostochnykh morei Rossii* (Handbook for the Study of Commercial Crustaceans in the Far Eastern Seas of Russia), Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2006.

Nizyaev, S.A. and Klitin, A.K., Spatial structure of golden king crab *Lithodes aequispinus* settlement off the Kuriles Islands, in *Biologiya, sostoyaniye zapasov i usloviya obitaniya gidrobiontov v*

Sakhalino-Kuril'skom regione i sopredel'nykh akvatoriyakh (Biology, Status of Stocks, and Condition of Habitat of Aquatic Organisms in the Sakhalin-Kuril Region and Adjacent Waters), *Tr. Sakhalin. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 4, pp. 173–191.

Rodin, V.E., New data on the isotine crab, *Rybn. Khoz.*, 1970, no. 6, pp. 11–13.

Rodin, V.E., Slizkin, A.G., Myasoedov, V.I., Barsukov, V.N., Miroshnikov, V.V., Zgurovskii, K.A., Kanarskii, O.A., and Fedoseev, V.Ya., *Rukovodstvo po izucheniyu desyatinogikh rakoobraznykh Decapoda dal'nevostochnykh morei* (Guide to the Study of Decapods Crustaceans, Decapoda, in Far Eastern Seas), Vladivostok: TINRO, 1979.

Slizkin, A.G., Equine crab *Lithodes aequispinus* in the central part of the Sea of Okhotsk: features of biology and the degree of infestation with sacculina *Briarosaccus callosus* based on the results of research in 2001–2002, in *Tezisy dokl. 6 Vseross. konf. promysl. bespozvon.* (Proc. 6th All-Russ. Conf. Commer. Invertebr.), Moscow: VNIRO, 2002, pp. 61–63.

Chernienko, I.S., Modelling of stock dynamics for spiny king crab *Paralithodes brevipes* at southern Kuril Islands using a finite-difference model with delay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2016, vol. 185, pp. 102–111.

Paul, A.J. and Paul, J.M., Changes in chela heights and carapace lengths in male and female golden king crabs *Lithodes aequispinus* after molting in the laboratory, *Alaska Fish. Res. Bull.*, 2000, vol. 6, no. 2, pp. 70–77.

Paul, A.J. and Paul, J.M., Development of larvae of the golden king crab *Lithodes aequispinus* (Anomura: Lithodidae) reared at different temperatures, *J. Crust. Biol.*, 1999, vol. 19, no 1, pp. 42–45.

Paul, A.J. and Paul, J.M., Growth of juvenile golden king crabs *Lithodes aequispinus* in the laboratory, *Alaska Fish. Res. Bull.*, 2001, vol. 8, no. 2, pp. 135–138.

Shepherd, J.G., A weakly parametric method for estimating growth parameters from length composition data, in *Proc. Int. Conf. Theory Application Length-Based Methods Stock Assess. "Length-Based Methods in Fisheries Research"* (Mazzara del Vallo, Sicily, Italy, February 11–16, 1985), Pauly D. and Morgan G.R., eds., Manila, Philippines: ICLARM, 1987, pp. 113–119.

Поступила в редакцию 13.07.2020 г.

После доработки 3.02.2021 г.

Принята к публикации 26.02.2021 г.